Granens naturliga produktionsförmåga

– uthållig produktionsförmåga–

Fredrik Nordborg och Johan Bergh

Granens tillväxt

I följande kapitel skall vi försöka besvara frågorna: Vilka faktorer är det som styr granens produktionsförmåga? Hur hög virkesproduktion har granen som mest? Hur hög är produktionen i naturliga ekosystem i landet? Vad behöver granen för att producera maximalt? Dessutom skall vi försöka besvara frågan vilka egenskaper en bördig ståndort har.

Vilka faktorer styr granens produktionsförmåga?

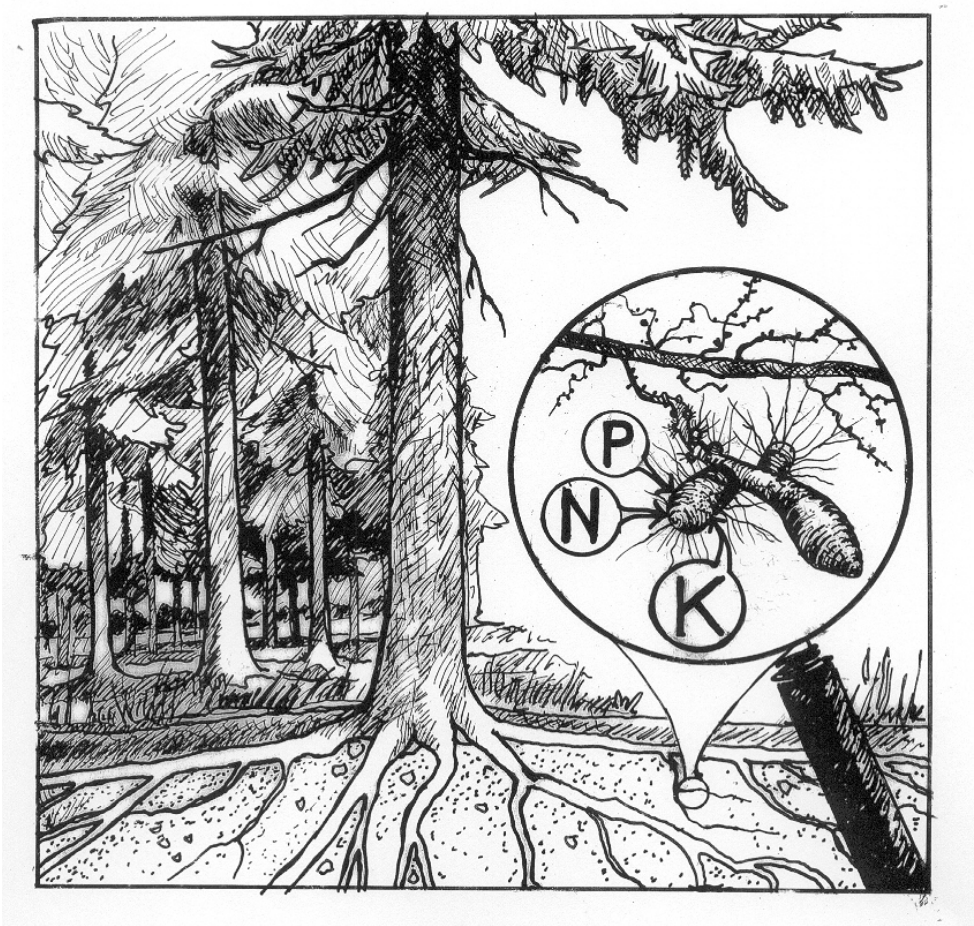
Ofta är skogsfolk mest intresserade av hur stor stamvedsproduktion ett bestånd har eftersom det är denna del av trädet som ger klirr i kassan i form av timmer och massaved. Detta är dock endast en del av trädens totala biomassaproduktion. För trädet är stamveden inte det viktigaste organet för trädet utan endast en stödjevävnad som hjälper trädet att få maximalt med ljus på sina barr eller blad. Barren/bladen och rötterna och är trädets funktionella delar där fotosyntes och näringsupptag sker och därför prioriteras dessa delar av trädet om konkurrensen om ljus och näring är stor. För att trädet skall kunna reproducera sig måste även blommor och frön produceras. Dessa kräver mycket resurser de år det är fröår och produktionen av frön är dessutom av högsta prioritet för trädet då denna sörjer för artens överlevnad. I följande stycken kommer vi att beskriva hur den omgivande miljön styr granens totala biomassaproduktion och stamvedsproduktion.

Vid fotosyntesen bildas kolhydrater i växten som den sedan kan använda för livsuppehållande processer och för att producera ny barr-, rot- och ny stamvävnad. Den totala produktionen av kolhydrater genom fotosyntesen kallas i litteraturen för *bruttoproduktion* och de livsuppehållande processerna som konsumerar kolhydrater kallas för *respiration*. Det som blir över när man drar bort de kolhydrater som respirationen förbrukar från bruttoproduktionen kallas för *nettoproduktion* (Nettoproduktionen = Bruttoproduktionen – Respirationen). Nettoproduktionen i ett granbestånd styrs därför av hur stor fotosynteshastighet barren har, hur stor total barrarea som beståndet har samt av hur stor respirationen är.

Av det ljus som tar sig igenom atmosfären omvandlas cirka 0.9 % till biomassa i ett skogsbestånd (se Cannell 1989). Av den inkommande ljusenergin kan endast ca 50 % användas för fotosyntesen resten av energin är i våglängder som inte är användbara för fotosyntesen. Den användbara fraktionen av ljuset kallas för *Photosynthetically Active Radiation* och förkortas *PAR*. Under ideala förhållanden kan växternas fotosyntes omvandla 7

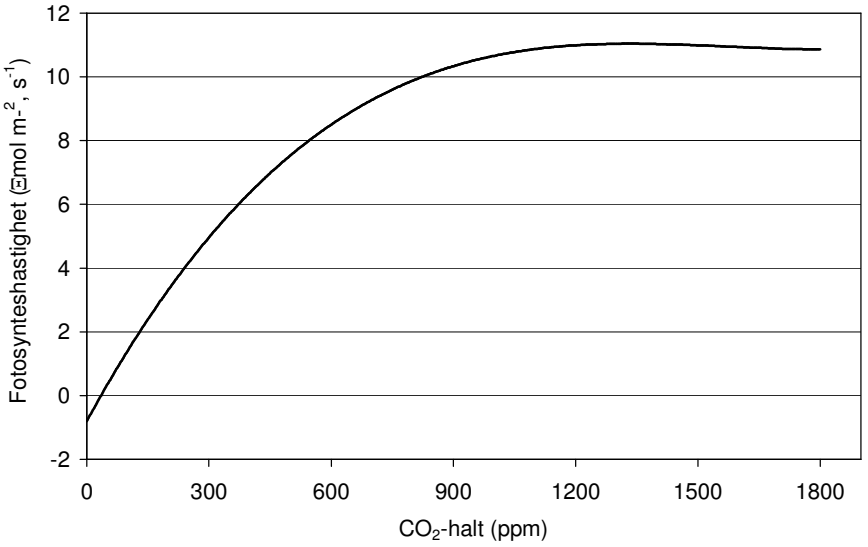
– 8 % av PAR till kolhydrater men under normala förhållanden omvandlas endast cirka 3 % av PAR till kolhydrater (se Stockfors 1997). Linder (1982) räknade ut att den teoretiska produktionspotentialen för gran i Götaland är 50 m^3sk/ha och år. Denna höga produktion har man aldrig mätt upp men längre fram kommer vi att redovisa resultat från försök där man har försökt optimera produktionen.

Respirationen i ett skogsbestånd är under ett normalår mellan 30 och 60 % av bruttoproduktionen. Respirationen är för växterna ett nödvändigt ont och består av ett antal energikrävande processer som är livsviktiga för trädens överlevnad och vitalitet såsom transport och lagring av näringsämnen och kolhydrater i trädet, produktion av ämnen som skyddar trädet från sjukdomar och angrepp och predation från svampar och djur. Dessutom åtgår det energi och kolhydrater vid trädens näringsupptag. Trädet utsöndrar bland annat organiska syror för att påverka rotzonens kemi och därmed underlätta näringsupptaget. För att öka näringsupptaget samarbetar trädet med mykorrhizasvampar, som är i kontakt med trädens rötter (Figur 1). Svamparnas mycel (långa tunna trådar) kan ta upp näring från marken på ungefär samma sätt som trädrötterna och därmed ökar trädens effektiva näringsupptagning. Trädet betalar dock svampen med kolhydrater som svampen inte kan producera själv då den inte har någon egen fotosyntes.



Figur 1. Mykorrhizasvampar hjälper träden med att ta upp Kalium (K), Kväve (N) och Fosfor (P). I utbyte får svampen kolhydrater av träden. (illustration av Tove Vollbrecht)

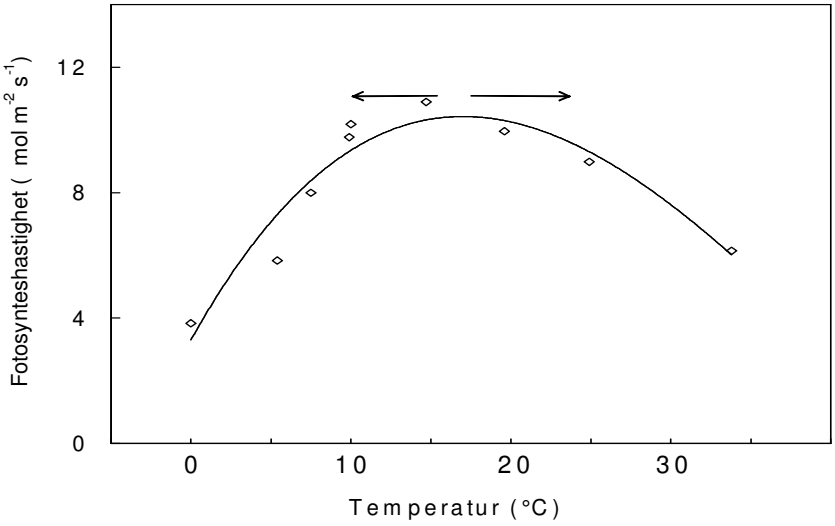
Barrens fotosynteshastighet beror på luftens koldioxidkoncentration, ljusets intensitet, barrens ålder, luftens och markens temperatur, tillgängligheten av vatten samt av barrens näringsstatus. Dessutom sätts fotosynteshastigheten ned vid frostskador. Granbarrens fotosynteshastighet ökar med ökad koldioxidhalt i luften ända upp till en koldioxidkoncentration på 1200 ppm (Figur 2, Roberntz 1998 (avhandling)). 350 ppm är luftens genomsnittliga koldioxidkoncentration idag men den förväntas öka i framtiden som följd av förbränning av fossila bränslen.



Figur 2. Koldioxidhaltens inverkan på fotosynteshastigheten.

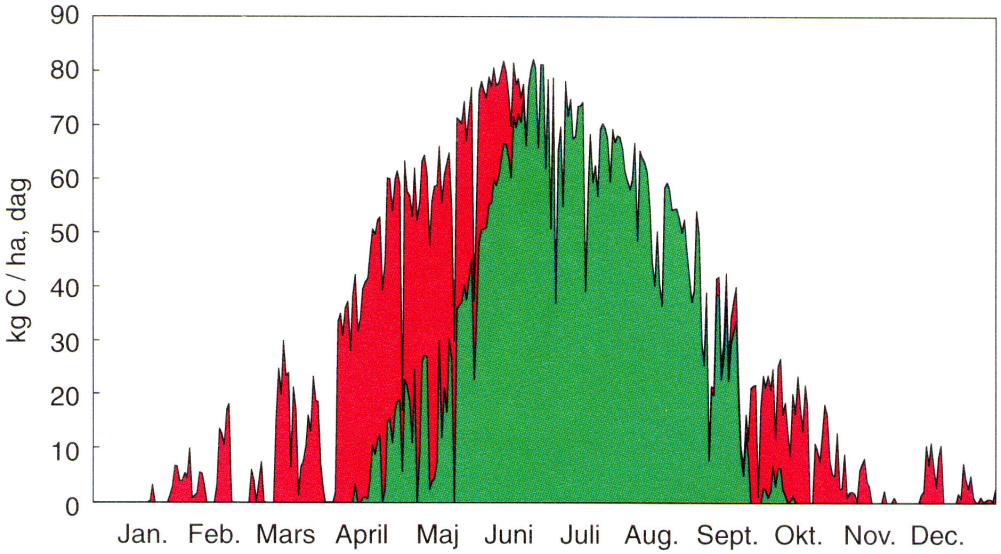
Unga barr har högre fotosynteshastighet än äldre barr. Under skottsträckningen är fotosynteshastigheten låg men senare på sommaren har de nya och de ettåriga barren ungefär samma fotosynteshastighet (Grossnickle 2000). Granens barr upprätthåller en hög fotosynteshastighet under fyra år för att sedan tappa i effektivitet men även tretton år gamla barr har haft upp till 40 % av den fotosynteshastighet nya barr har. Fotosynteshastigheten reduceras snabbare i tallens barr än i granens och den är dubbelt så hög för års- och fjolårsbarr än för tre år gamla barr (se i Lundmark 1986).

Växternas fotosynteshastighet ökar med ökande temperatur i bladen men även växtens respiration ökar med ökad temperatur. Eftersom respirationsökningen är snabbare än bruttofotosyntesen vid höga temperaturer resulterar detta i att nettoproduktionen ökar fram till ett temperaturoptimum för att sedan avta. För gran ligger detta temperaturoptimum vid ca 15°C (Figur 3). Detta optimum varierar dock under året. Nettoproduktionen startar mellan -7°C och 0°C.



Figur 3. Fotosynteshastighetens temperaturberoende. Symboler utgör faktiska mätningar vid en CO_2-halt på 350 ppm och 100 % luftfuktighet. Pilar indikerar att kurvan kan förskjutas åt både höger och vänster under säsongen

Fotosyntesen kan sättas ned av kall och frusen jord eftersom växten inte kan få tillgång till vatten och låga lufttemperaturer kan även orsaka rena skador på fotosyntesapparaten (cf Bergh 1997). Dessa skador på fotosyntesapparaten tar lång tid att reparera och skador som uppkommer på hösten är inte reparerade förrän en bit in i juni i norra Sverige. I figur 4 visas hur mycket av den potentiella fotosyntesen som går förlorad i ett granbestånd i Norra Sverige och i detta exempel finns både effekter av tjäle och skador på fotosyntesapparaten.



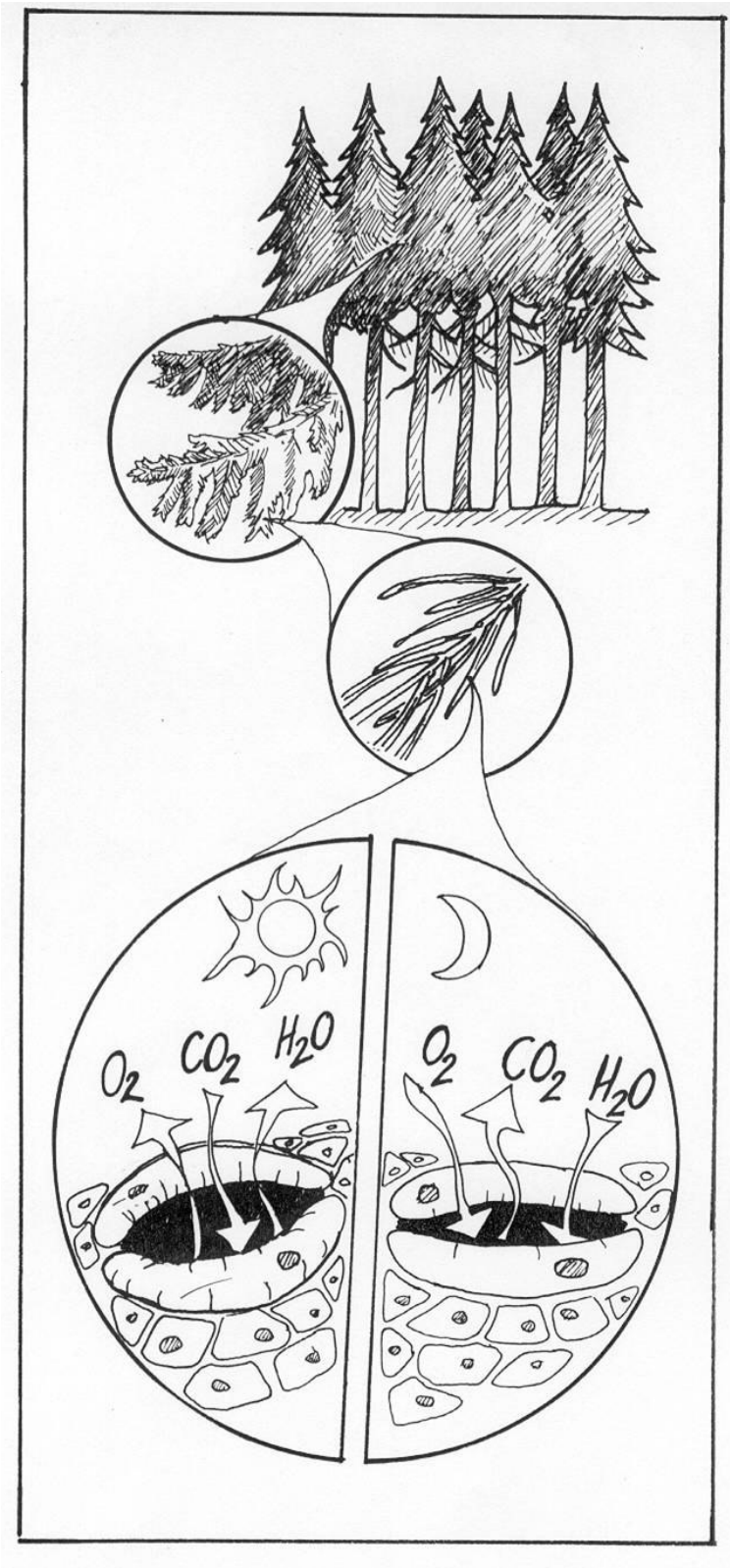
Figur 4. Potentiell fotosyntes (röd och grön) och reell fotosyntes (grön) under ett år i Flakaliden i Västerbotten. Den potentiella fotosyntesen begränsas av tjäle och frostskador på fotosyntesapparaten (Bergh 1997)

Näringskoncentrationen i barren är också av betydelse för fotosynteshastigheten. Man har funnit att växter behöver ha en viss näringssammansättning för att optimera fotosynteshastigheten. I svenska experiment har man funnit att granen behöver minst 1.5 % kväve (N) i barren för att granen skall producera optimalt. Behovet av de andra näringsämnena uttrycks som en kvot mellan det aktuella ämnets mängd och kvävemängden. De kvoter som behövs för gran redovisas i tabell 1.

Tabell 1. Näringssammansättningen i granbarr för att optimera fotosynteshastigheten. Kväve (N) bör ej understiga 1.5 % av biomassans vikt. Fosfor (P), Kalium (K), Svavel (S), Magnesium (Mg), Kalcium (Ca) och Bor (B) bör ej understiga en viss proportion av kvävemängden så därför anges deras minimivärden som en kvot mellan det aktuella ämnet och kväve. Bor är det enda mikronäringsämne som är med i tabellen eftersom de andra mikronäringsämnena sällan begränsar trädens tillväxt i Sverige.

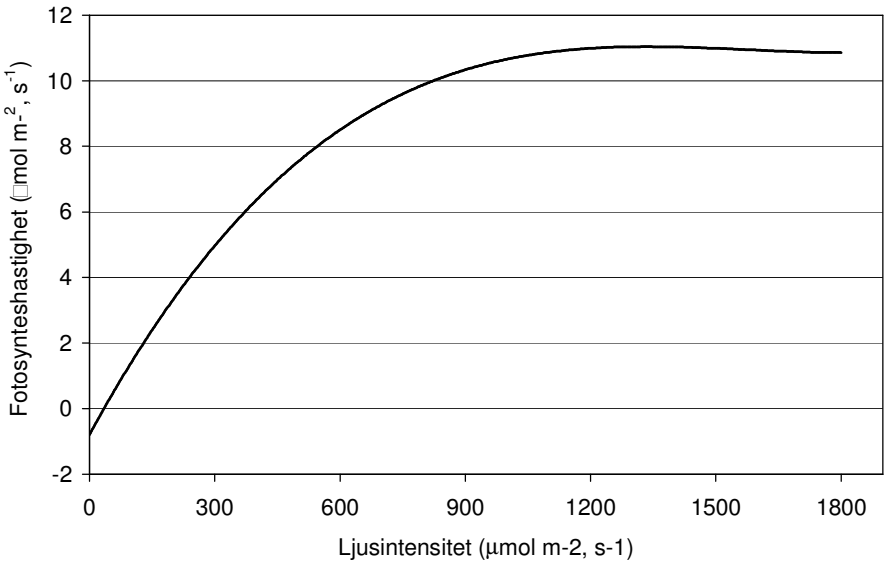
N	P/N	K/N	S/N	Mg/N	Ca/N	B/N
> 1.5%	> 0.10	> 0.35	> 0.05	> 0.04	> 0.025	> 0.0005

Granens gasutbyte sker i små öppningar på barrens yta som kallas för klyvöppningar. Både granens koldioxidupptag och förlust av vattenånga sker genom klyvöppningarna (Figur 5). Växternas förlust av vattenånga genom klyvöppningarna kallas för *transpiration*. Transpirationshastigheten hos växter bestäms av hur stor potentialen är för luften runt bladen att ta emot vattenånga. Om luften är mättad på vattenånga finns det ingen möjlighet för plantan att avge vatten, men om det är låg luftfuktighet och hög temperatur blir transpirationshastigheten hög. Om växtens transpiration är större än vattenupptaget kommer växten att bli vattenstressad och klyvöppningarna kommer att slutas för att inte växten skall riskera att torka ut och dö. När klyvöppningarna sluts för att växten inte skall torka ut minskar eller upphör också koldioxidupptaget och därmed minskar eller avstannar fotosyntesen i växten också. Det är därför mycket vanligt att granar även vid måttlig vattenstress stänger klyvöppningarna mitt på dagen då temperaturen och transpirationen därmed är hög. Träden är därför endast är produktiva under morgon och kväll och därför tappar en stor del av den potentiella produktionen (Grossnickle 2000).



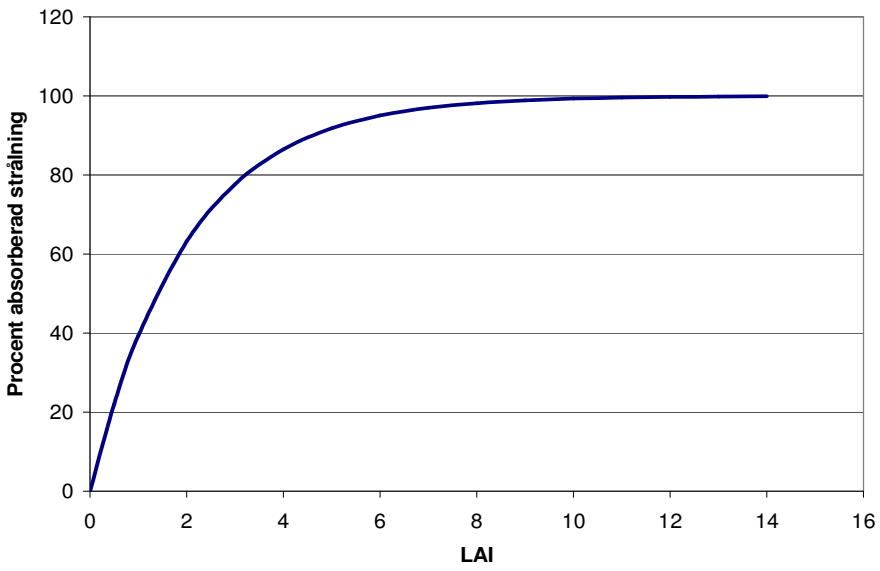
Figur 5. Trädens nettogasutbyte under dag och natt. Under dagtid tas koldioxid (CO_2) upp och syre (O_2) och vatten (H_2O) avges. På natten är det tvärtom. (illustration av Tove Vollbrecht)

Ljusets intensitet påverkar de enskilda barrens fotosynteshastighet positivt upp till en viss punkt sedan blir fotosyntesapparaten mättad med ljusenergi och effektiviteten ökar inte med ökad ljusintensitet längre, detta kallas för *ljusmättnadspunkten* (Figur 6). När ljusets intensitet är för låg så är respirationen större än fotosyntesen och därför förbrukar barret mer kolhydrater än det producerar. Den ljusintensitet där fotosyntes och respiration är lika stora kallas för *kompensationspunkten*. Barr som finns långt ned i trädkronan i täta bestånd och får så lite ljus att de hamnar under kompensationspunkten kostar trädet värdefulla kolhydrater som det behöver till att producera nya barr i toppen. Barren långt ned i kronan kommer därför att fällas för att optimera kolhydratanvändningen i trädet.



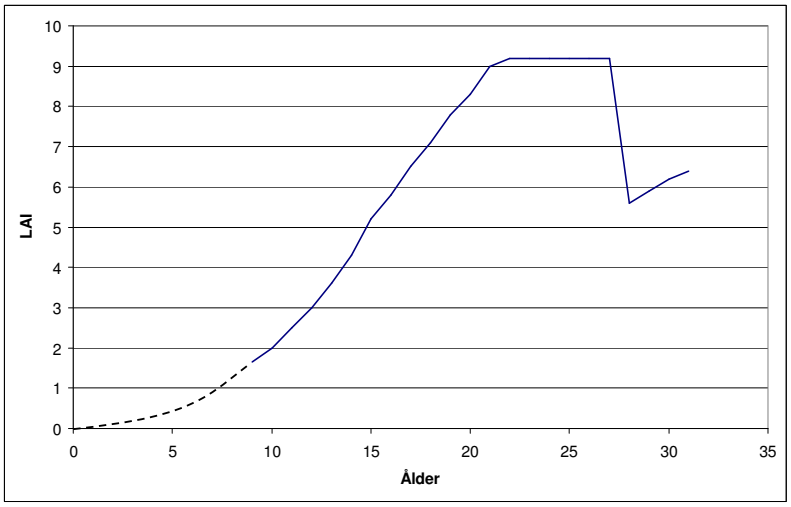
Figur 6. Ljusintensitetens inverkan på fotosynteshastigheten (efter Roberntz 1998 (avhandling).

Exemplet ovan visar att fotosyntesen i ett skogsbestånd sker i barr som utsätts för olika ljusintensitet och därför också olika stor fotosynteshastighet. I ett tätt granbestånd absorberas ljuset som tränger genom den översta delen av kronan av barr längre ned i kronan. Ljuset som absorberas av barren i ett bestånd är därför korrelerat till hur stort *bladareaindex* (= *Leaf Area Index, LAI*) beståndet har. LAI är den totala projicerade barrarean per markyteenhet, så om ett bestånd har en total barrarea av 40 000 m^2 som är vända mot solens strålar på en hektar (10 000 m^2) så är LAI lika med 4 (40 000/10 000). Förhållandet mellan LAI och hur mycket ljus som absorberas visas schematiskt i figur 7. Av figuren framgår att mängden absorberat ljus ökar mycket med ökad LAI i intervallet 0 till 5. Men när LAI överstiger 5 så ökar inte ljusabsorptionen särskilt mycket med ökat LAI längre. Därför är det mycket väsentligt för ett bestånd i unga år att öka sin bladarea för att öka mängden absorberat ljus medan det för ett äldre granbestånd med ett LAI över 5 knappast ger någon utdelning alls i mängden absorberat ljus för fotosyntesen.

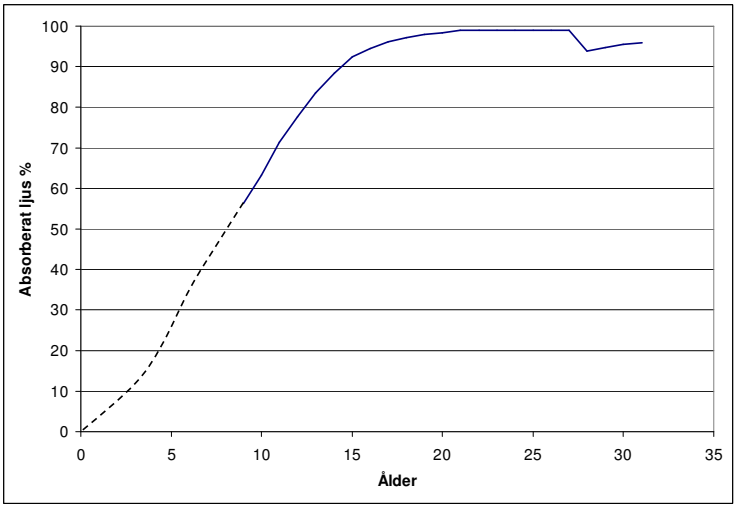


Figur 7. Andelen absorberad solstrålning som funktion av bladarean i ett skogsbestånd. Förhållandet är härlett från Beers lag som ofta används för att beräkna ljusabsorption i skogsbestånd.

LAI utvecklas långsamt i unga år i ett granbestånd och även på bördiga marker tar det 10-15 år fram till att beståndet sluter sig (Figur 6). Granen behåller ofta sina barr i upp till åtta år och granbestånd får därför väldigt höga LAI jämfört med tall och lövträd (Cannell 1989). Ett bördigt granbestånd kan få LAI på över 10 och figur 8 visar ett bördigt granbestånd i Halland där maximala LAI överstiger 9. Figur 9 visar ljusabsorptionen beräknad med Beers lag i samma granbestånd. I figuren ser man att ljusabsorptionen överstiger 90 % redan vid 15 års ålder och att LAI över 6 knappast ger någon extra ljusabsorption. Detta gör också att gallringen som utförs vi 27 års ålder som minskar LAI från 9 till 6 bara minskar ljusabsorptionen marginellt.

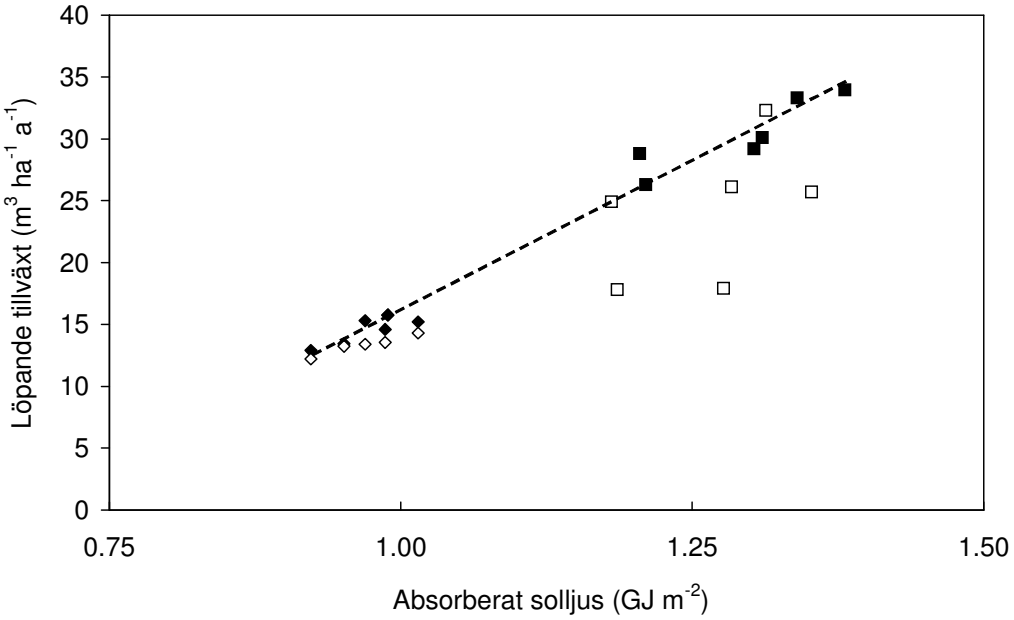


Figur 8. Bladareans (uttryckt som LAI) utveckling med åldern i ett bördigt granbestånd i Halland. Den kraftiga minskningen i LAI vid 27 års ålder beror på en gallring.



Figur 9. Ljusabsorptionen beräknat med Beers lag för beståndet exemplifierat i figur 5. Notera den ringa effekten gallringen har på ljusabsorptionen trots att man tar ut mer än 30 % av bladarean vid gallringen.

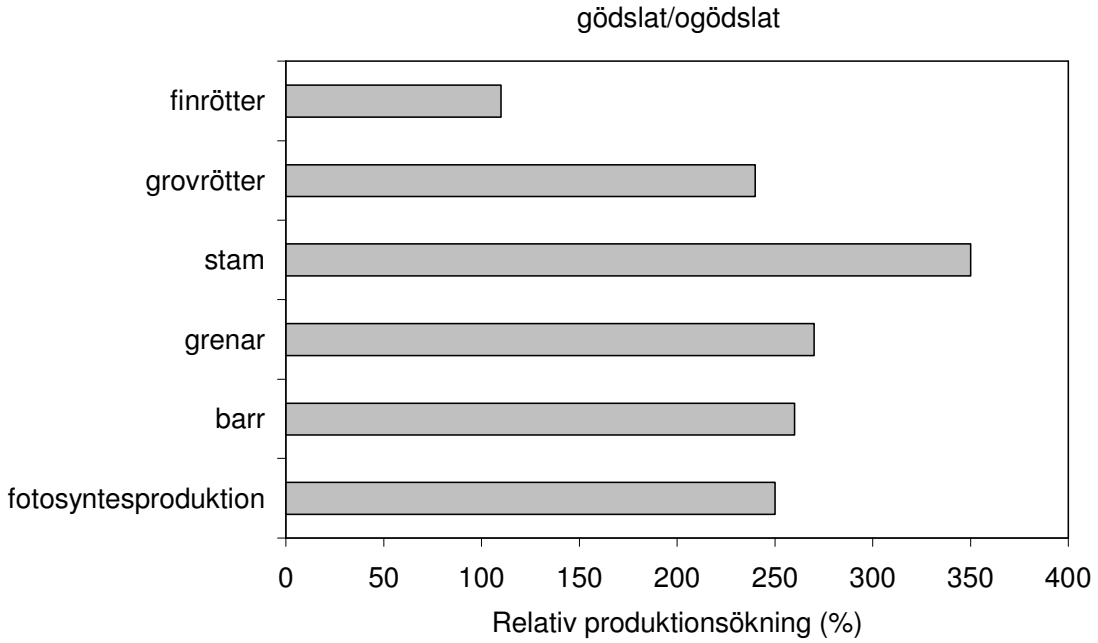
Ett bestånds nettoproduktion är linjärt korrelerat till det absorberade ljuset om det inte växer utan några andra begränsningar (Bergh 1997). Detta samband har bekräftats för många trädslag på många ställen i världen (Figur 10). Ett bestånds nettoproduktion är därför låg fram till att det sluter sig eftersom en stor andel av ljuset inte kan användas för fotosytesproduktionen. Ju tätare utgångsförband ett bestånd har desto snabbare utvecklas LAI och därför har planteringar med ett glest planteringsförband lägre volymproduktion i unga år än bestånd med täta förband (Pettersson 1993).



Figur 10. Den löpande stamvolymstillväxten för gran som funktion av absorberat solljus under vegetationsperioden i Asa (Småland) och Flakaliden (Västerbotten) under perioden 1995-2000. Fyllda fyrkanter representerar bestånd som har bevattnats medan ofyllda fyrkanter är icke bevattnade bestånd.

Fotosynteshastigheten för barr med högt näringsinnehåll är högre än för barr med låg näringsstatus och eftersom en ståndort med hög bördighet kan tillgodose träden med mer näring och därmed upprätthålla en högre näringsstatus i barren så blir nettoproduktionen i ett bestånd på bördig mark högre än på en svag mark (Bergh 1997). Dessutom kan en bördig mark tillgodose näring för en större bladarea än vad en fattig ståndort kan. Dessa två faktorer medför att ett bestånd på en bördig ståndort kan absorbera mer ljus med en effektivare fotosyntesapparat och därmed bilda mer trädbiomassa än på en fattig ståndort.

Förutom en högre nettoproduktion i ett bördigt bestånd blir volymstillväxten av stamved större på bördiga marker eftersom träden lägger en större andel av nettoproduktionen på barr, grenar och stammar än på rötterna när näringstillgången är god (figur 11, Cannell 1989).



Figur 11. Allokering och produktion i ett näringsoptimerat granbestånd i förhållande till ett ogödslat bestånd på samma ståndort. Den relativa produktionsökningen (nettoproduktionen) är 250 % men det gödslade beståndet har mer än 350 % mer stamvedsproduktion än det ogödslade. Figuren visar också att ökningen av finrötter är relativt sett mycket lägre och att det gödslade beståndet fördelat sin tillväxt mer på stamved och att det ogödslade har prioriterat finrötterna.

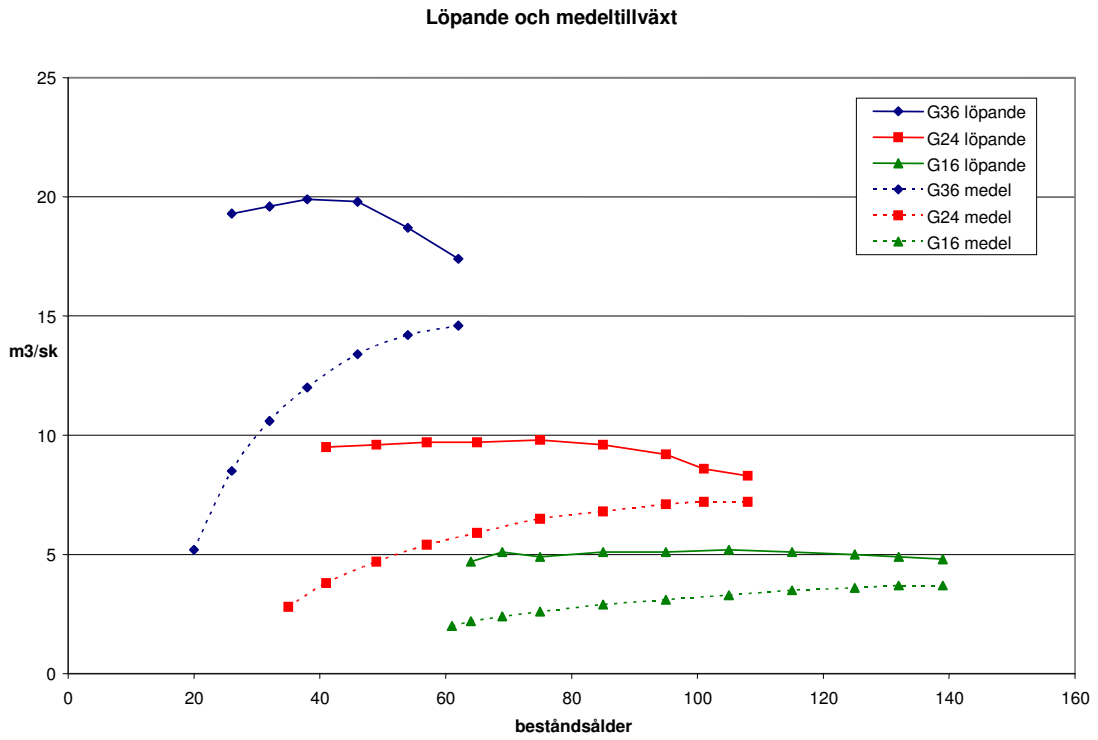
Förklaringen till denna skillnad i fördelningen av nettoproduktionen på olika träddelar är troligen att träden inte behöver så stor näringsupptagningsförmåga på bördiga marker och därför lägger större del av sin produktion på barr och stödjevävnad istället (Cannell 1989, Bergh 1997). Träd på bördiga marker har också mindre mykorrhiza än träd på svaga marker, vilket troligen beror på att om träden har stor tillgång till näring behöver inte trädet den ökade näringsupptagningsförmåga som mykorrhizasvamparnas mycel bidrar med och därför stryper träden kolhydratförsörjningen till svampen.

Granens naturliga tillväxthastighet och tillväxtrytm

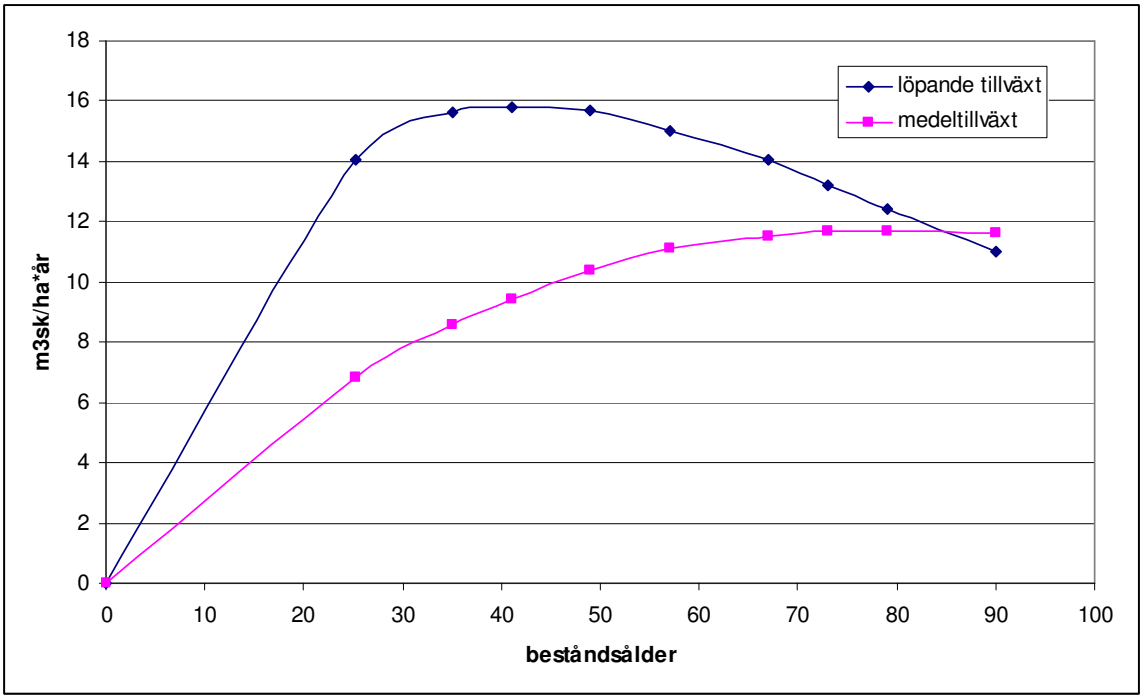
Ett bestånds *löpande tillväxt* är detsamma som beståndets årliga stamvolymökning i m^3sk/ha vid en viss tidpunkt. Granens löpande tillväxt varierar med beståndets ålder och slutenhet samt ståndortens bördighet. Det är stor skillnad i den löpande tillväxten på olika ståndorter och den löpande tillväxten når som mest 20 m^3sk/ha och år på en bördig ståndort (G36) och 9 m^3sk/ha och år på en medelgod medan en svag ståndort endast uppnår en maximal löpande tillväxt på 5 m^3sk/ha och år (Figur 12).

Eftersom granbestånd på bördiga ståndorter sluter sig snabbare än på mindre bördiga ståndorter så når den löpande tillväxten sitt maximum tidigare på bördiga ståndorter än på mindre bördiga ståndorter. För gran når den löpande tillväxten sitt maximum vid ca 65 års ålder för en medelgod ståndort (G24) men den löpande tillväxten når sitt maximum redan vid ca 35 års ålder på en bördig ståndort (G36) och så sent som vid ca 90 års ålder på en svag ståndort (G16) (Figur 12). Den löpande tillväxten avtar med beståndets ålder och orsaken till denna ålderseffekt är ännu inte med säkerhet fastslagen.

Ett bestånds *medeltillväxt* är den sammanlagda löpande tillväxten dividerad med beståndsåldern. Medeltillväxten kulminerar när den löpande tillväxten är lika stor som medeltillväxten. Medeltillväxten kulminerar senare än den löpande tillväxten. För att utnyttja marken optimalt och uppnå maximal produktion över flera generationer bör man slutavverka beståndet när medeltillväxten kulminerar, d.v.s. när kurvorna för den löpande tillväxten och medeltillväxten skär varandra (Figur 13). I verkligheten är det faktorer såsom virkespriser, rotröta och stormskador som avgör när man slutavverkar granbestånd.



Figur 12. Löpande tillväxt och medeltillväxt i granbestånd med olika ståndortsindex (Eriksson 1976). Ståndortsindex G36 betyder att trädslaget är gran och att beståndets 100 högsta träd per ha blir 36 meter höga på 100 år (se boniteringsavsnittet nedan). G36 är en mycket bördig ståndort, G24 är en medelbördig ståndort och G16 är en svag ståndort.

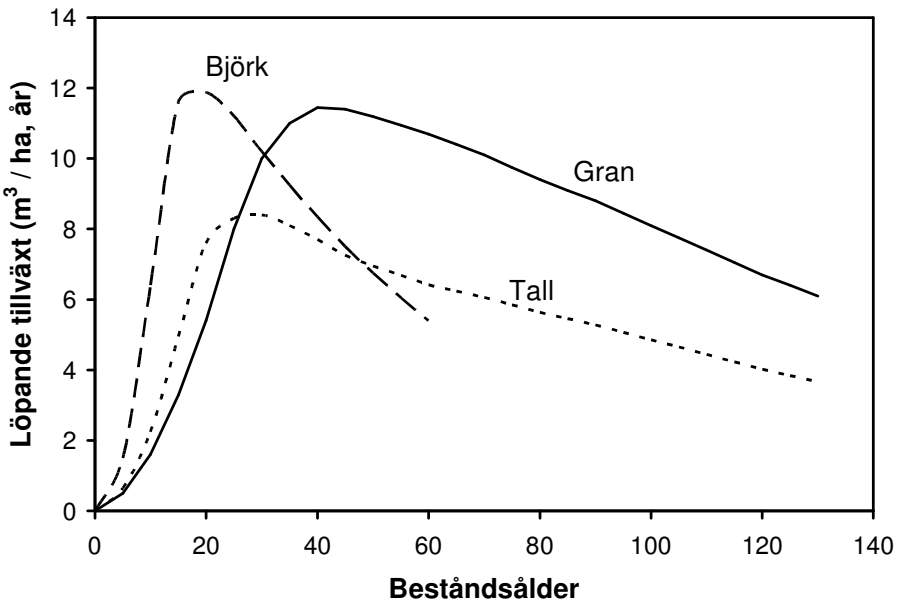


Figur 13. Löpande tillväxt och medeltillväxt i granbestånd med ståndortsindex G32 (Eriksson 1976). Figuren visar att den löpande tillväxten och medeltillväxten skär varandra vid 85 års ålder och att medeltillväxten då är 11.6 m^3sk/ha och år. Den löpande tillväxten var som högst 15.5 m^3sk/ha och år och detta skedde vid 40 års ålder.

Jämförelse med andra trädslag

Trädslag brukar delas upp i pionjära och sekundära arter, där pionjärer kännetecknas av ett de har en snabb etablering i ungdomsfasen men är känsliga för ljuskonkurrens. Sekundära trädslag såsom gran och bok klarar ljuskonkurrens mycket bättre och satsar i större utsträckning på överlevnad istället. Eftersom mängden barr/blad som kan absorbera solljuset bestämmer den faktiska produktionen är det inte så konstigt att den löpande tillväxten och utveckling av blad- eller barrmassan i stort sett följs åt under hela omloppstiden.

Björk och tall brukar betecknas som pionjärträdslag. Björk har en snabb bladutveckling och sluter sig därför relativt snabbt. Den löpande tillväxten i björkbeståndet kulminerar också tidigt i björkbestånd. Även tall är snabbare att utveckla sin barrmassa jämfört med gran och ligger före granen produktionsmässigt under ungdomsfasen (figur 14). Men varför skiljer sig den maximala löpande tillväxten åt mellan gran och tall? Mycket kan förklaras av att barrens livslängd är 7-12 år för gran och bara 3-4 år för tall, vilket innebär att tallen aldrig kan bygga upp lika hög fotosyntetiserande barrmassa som gran. Man brukar ange som schablon att barrmassan hos tall kommer upp i 60-70 % av granens. Lövträd är tvungna att bygga upp hela sin bladmassa varje år, vilket är kostsamt och påverkar delvis den årliga stamproduktionen. Dock är ”kostnaden” för att bygga upp blad per area enhet mycket lägre för löv jämfört med barr (ca. 1:4). Hur mycket blad- eller barrarea man får per kg torrvikt brukar kallas för *specifik bladarea* (*SLA*). För tall och gran är SLA ca 3 m^2 per kg torrvikt medan för lövträd är motsvarande siffra över 10 m^2. En del lövträd såsom hybridasp och poppel är extremt snabba att etablera sig och nå full slutenhet och hög produktion. Detta ger en kort omloppstid med en hög medelproduktion.

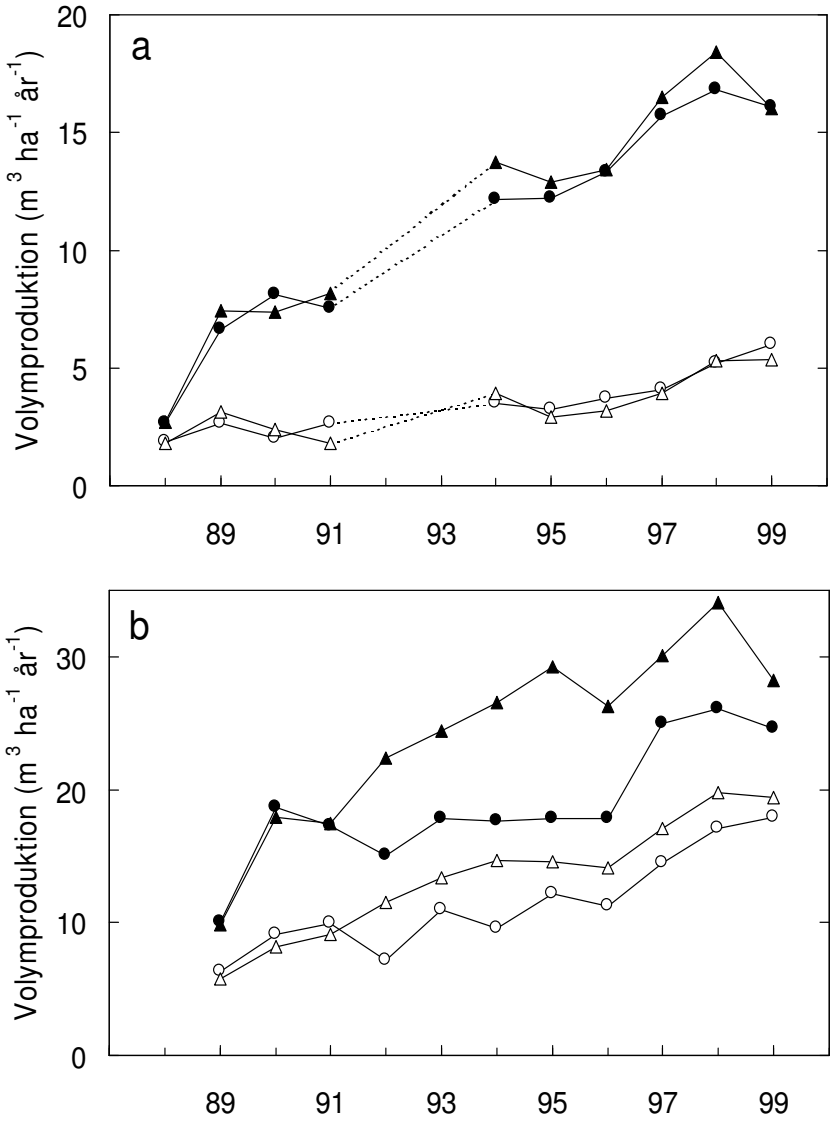


Figur 14. En jämförelse mellan granens löpande tillväxt med tall och björk på en medelgod ståndort.

Den potentiella produktionsförmågan för gran i Sverige

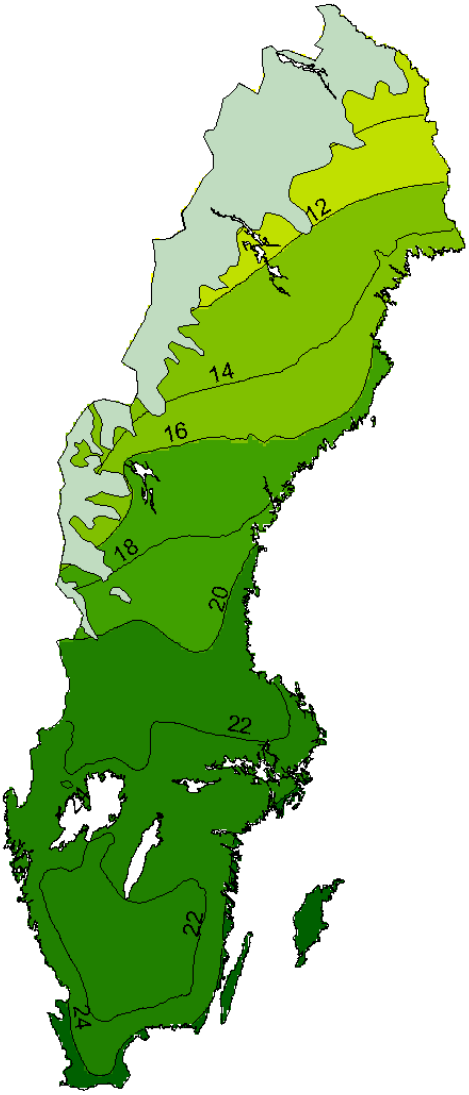
För att studera granens produktionsförmåga när inte näring och vatten är begränsande anlades i slutet av 1980-talet försök med näringsoptimering och bevattning i unga granbestånd på en lokal i Västerbotten (Flakaliden) och en lokal i Småland (Asa). *Näringsoptimering* innebär att näringsämnen tillförs årligen genom gödsling så att barren inte understiger de näringskoncentrationer där tillväxtnedsättning sker (se ovan, tabell 1).

Försöken visar att den löpande tillväxten ökar på båda lokalerna som ett resultat av näringsoptimering trots att båda bestånden anses som bördiga (Figur 15). I Flakaliden är den löpande tillväxten i försöksleden med näringsoptimering nästan fyra gånger så hög och når nästan 20 m^3sk/ha och år. I Asa dubbleras nästan tillväxten efter näringsoptimering och når nästan 35 m^3sk/ha och år. I Flakaliden ger bevattning ingen ökad tillväxt men i Asa är det högre produktion i försöksleden med bevattning.



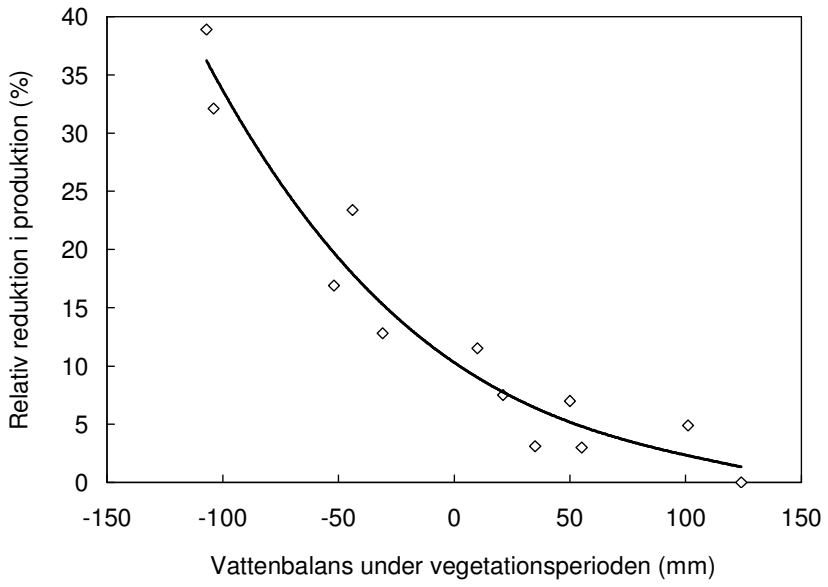
Figur 15. a visar produktionen i Flakaliden och b visar produktionen i Asa efter gödsling och bevattning. Fyllda trianglar = näringsbevattning, fyllda cirklar = näringstillförsel utan bevattning, ofyllda trianglar = bevattning och ofyllda cirklar = obehandlad kontroll

Dessa försök visar att den naturliga produktionsförmågan även på ganska bördiga marker är långt under den potentiella. Skulle man näringsoptimera och bevattna alla Sveriges granskogar så skulle boniteten i södra Sverige uppgå till mellan 22 och 24 m^3sk/ha och år och sedan avta norrut för att uppgå till mellan 10 och 12 m^3sk/ha och år i nordligaste Sverige (Figur 16).



Figur 16. Till vänster visas den potentiella produktionsförmågan uttryckt som medeltillväxten i m^3sk per ha och år i genomsnitt under omloppstiden och till höger visas granens nuvarande produktionsförmåga.

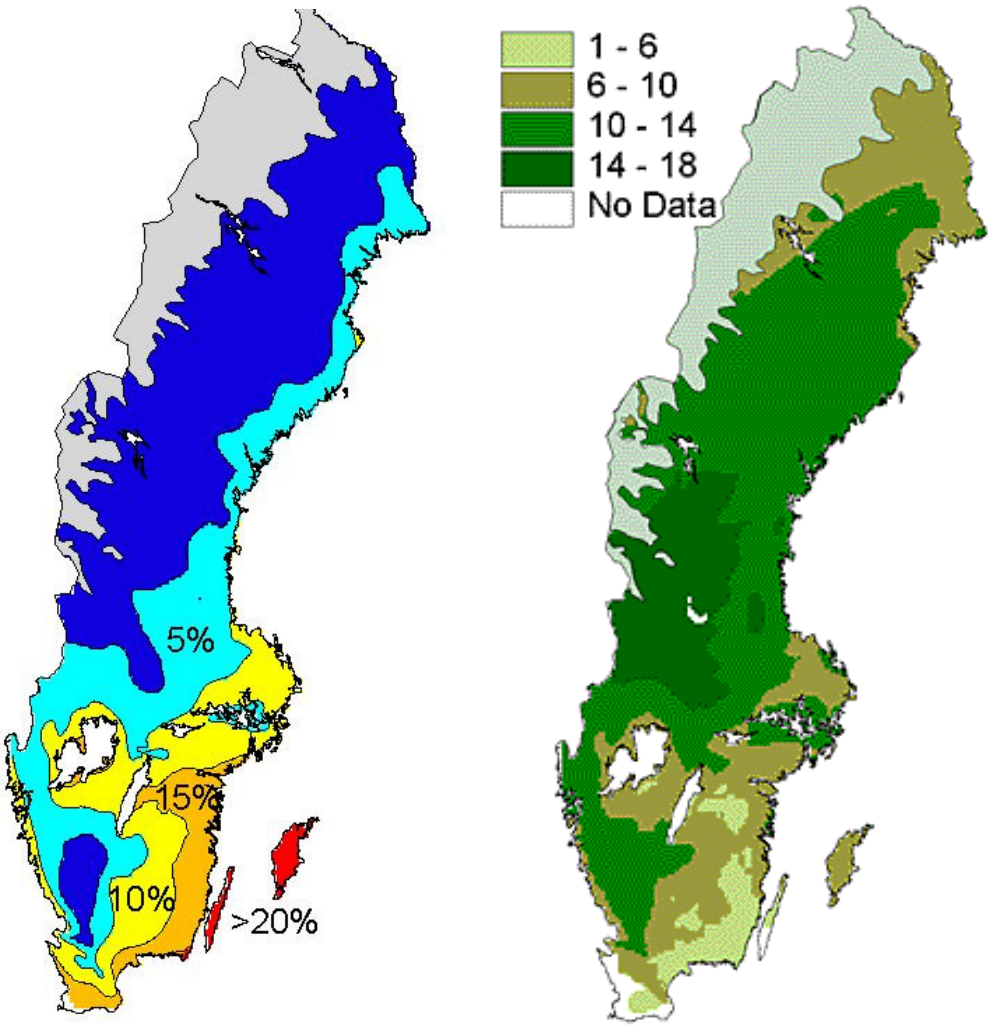
I norra Sverige är vattentillgången vanligtvis inte begränsande för produktionen, eftersom nederbörden överstiger avdunstningen och att det dessutom finns gott om markvatten i början av säsongen som följd av snösmältningen. Så är dock inte fallet i södra Sverige, särskilt inte i de östra delarna, där den ringa vattentillgången under sommaren kan minska produktionen. Vattnets effekt på produktionen kan vara stor och ett samband mellan vattenbalansen under vegetationsperioden och produktionsminskningen visas i figur 17.



Figur 17. Samband mellan vattenbalans under vegetationsperioden och relativ produktionsminskning jämfört med bevattnade bestånd för Asa (Småland) och Flakaliden (Västerbotten).

Med hjälp av ovanstående samband i figur 17 och rikstäckande data från SMHI med avseende på vattenbalansen under vegetationsperioden har vattnets begränsande effekt på tillväxten uppskattats i Sveriges olika delar (figur 18). Denna uppskattning gäller dock bara fastmark med frisk ristyp på sandiga-moiga moräner.

På sandsediment och sandiga moräner, där vatten rinner lätt igenom markprofilen, har vatten oftast en större begränsande effekt på produktionen jämfört med sandiga-moiga eller moiga moräner. Även finkorniga lermarker kan också ge upphov till större vattenbrist, p.g.a. att en stor del av vattnet binds hårt kapillärt. På fuktiga marker torde inte vattnet vara lika begränsande som på friska marker. Dock kan blöta och i vissa fall fuktiga marker ha en lägre produktion för att rötterna ofta lider av syrebrist, vilket hämmar deras funktion och upptag av vatten och näringsämnen.



Figur 18. Den vänstra kartan visar en uppskattning på hur vattentillgången under vegetationsperioden minskar den potentiella stamvedsproduktionen i Sveriges olika delar. Den högra kartan visar den potentiella produktionsökningen efter näringsoptimering utan bevattning för gran jämfört med den nuvarande naturliga produktionsförmågan.

Granens naturliga produktionsförmåga

Boniteten

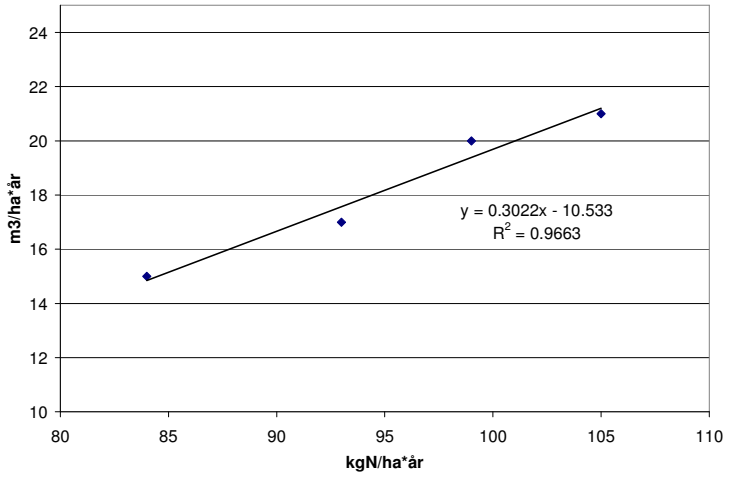
Granens naturliga produktionsförmåga varierar mycket mellan olika delar av Sverige men också mellan olika ståndorter inom ett begränsat område. En ståndorts naturgivna förmåga att producera virke brukar man benämna *bonitet*, och den uttrycks som beståndets genomsnittliga volymtillväxt i m^3sk/ha och år från födelse till den tidpunkt då medeltillväxten kulminerar. I Skåne är medelboniteten över 11 m^3sk/ha och år och i södra Småland och Halland medelboniteten är 9-11 m^3sk/ha och år. Medelboniteten avtar sedan norrut och ligger omkring 6 m^3sk/ha och år vid den naturliga norrlandsgränsen (Limes Norrlandicus). Medelboniteten i Norrlands inland är lägre än 4 m^3sk/ha och år och något högre i Norrlands kustland (Figur 16). De storskaliga skillnaderna i bonitet är ett resultat av skillnader i

näringstillgång (geologiskt underlag), ljusintensitet, temperatur, nederbörd och vattenbalansen på ståndorten. Vegetationsperioden är exempelvis längre i södra Sverige än i norra, och Götalands ostkust är betydligt torrare än västkusten och detta avspeglar sig i boniteten i dessa områden. Den goda mineralogin i Västergötlands diabaser avspeglar sig också tydligt på jordmånsbildningen och bördigheten i området. Boniteten inom en region kan dock variera betydligt och inom en så kort sträcka som på 90 m kan boniteten variera mellan ca 2.5 m^3sk/ha och år och ca 7.1 m^3sk/ha och år (Giesler et al. 1998).

Vad styr ståndortens produktionsförmåga

Produktionsförmågan på en ståndort styrs, som sagts ovan, av både ljustillgången, temperaturklimatet, vattentillgången och näringstillgången. Ljustillgången och temperaturklimatet verkar mest i den större skalan (landskapsnivå) medan närings- och vattentillgången verkar både i den stora och i den lilla skalan (beståndsnivå). Bonitetsskillnaderna mellan olika bestånd inom ett begränsat område bör därför kunna förklaras med skillnader i vatten- och näringstillgång.

De flesta svenska granskogar är kvävebegränsade för sin tillväxt och kvävegödsling har över hela Sverige visat sig ge en produktionsökning (Tamm 1991). Dock har vissa bestånd på brunjord och bördiga bestånd med ett ståndortsindex över G32 inte ökat produktionen efter kvävegödsling och har till och med fått en sänkt produktion (Anon. 1986). Eftersom marken innehåller flera ton kväve per hektar men markens kväveomsättning (nettomineraliseringen) endast är mellan 50 och 100 kg i södra Sverige bör detta betyda att det är kväveomsättningen som är inoptimal. Omsättningen i humusskiktet ligger mellan 1.8 och 4.2% av totala kvävemängden i granskogar i södra Sverige (Persson och Wiren 1995). Den löpande tillväxten i unga granbestånd har visat sig positivt korrelerad till kvävemineraliseringshastigheten (Figur 19). I äldre bestånd är denna effekt inte lika uttalad och detta beror förmodligen på att dessa bestånd har nått eller ligger nära maximal LAI och beståndet behöver därför inte så mycket kväve för att bygga ut kronorna. Vissa av de ståndorter som inte ökar sin tillväxt efter kvävegödsling ökar dock sin tillväxt om fosfor (P), kalium (K) eller bor (B) tillsätts i gödselgivan.



Figur 19. Den löpande tillväxten i unga granbestånd som funktion av kvävemineraliseringshastigheten i marken. Fritt efter Persson & Wirén (1995).

Giesler et al. (1998) visar i en artikel om vad som påverkar produktiviteten i den boreala skogen att det finns starka samband mellan markens kväveomsättning, pH, basmättnadsgrad, markvegetationstyp och trädens volymproduktion. Dessa samband styrks av andra studier i Norden (Dahl et al. 1967, Lahti & Väisänen 1987). Trots att markens pH-värde (koncentrationen av vätejoner i marklösningen) och basmättnadsgrad (hur stor del av de positiva utbytbara jonerna som utgörs av kalcium, kalium, magnesium och natrium) ökar vid kalkning och gödsling med kalcium, kalium, magnesium och natrium så har inte tillväxten i de gran- och tallbestånd där åtgärden gjorts ökat mer än marginellt och tillväxten har till och med haft en produktivitetsminskning med 5 – 10 % i ett decennium eller mer (Binkley & Högberg 1997, Sikström 2001). Trädens tillväxtökning efter vitaliseringsgödsling, askåterföring eller kalkning ökar också trädens kväveupptag på ståndorten och detta tolkas som att dessa åtgärder ökar markens kväveomsättning (Binkley & Högberg 1997). Detta talar mot att pH-värdet och basmättnadsgraden i marken är viktiga variabler för trädtillväxten utan att det är kväveomsättningen som begränsar trädtillväxten på de flesta ståndorter. Den ökade omsättningshastigheten i humusen efter kalkning och vitaliseringsgödsling kan förklaras med att de nedbrytande bakterierna och svamparna hämmas i sur miljö och därför gynnas när pH-värdet höjs (Andersson 1999). Även daggmaskar som är viktiga för nedbrytningen i marken gynnas av höjt pH-värde efter kalkning.

Sikström (2001) fann att tillväxtreaktionen för granar och tallar varierade om man kalkade eller vitaliseringsgödslade på bördiga eller fattiga ståndorter. På bördiga marker ökade tillväxten efter kalkning och vitaliseringsgödsling medan den minskade på fattiga ståndorter. Bördiga marker har ofta hög kvävehalt i humusskiktet och fattiga marker har låg kvävehalt. Persson och Wirén (1996) fann att kvävemineraliseringen minskade efter kalkning på marker fattiga på kväve i humusskiktet och att kvävemineraliseringen ökade på marker med högt kväveinnehåll i humusskiktet. Detta styrker antagandet om att det är kväve och inte kalcium, kalium, magnesium och natrium som styr trädens tillväxt på skandinaviska ståndorter.

Naturligt bördiga ståndorter har haft tiden sedan senaste istiden på sig att formas och växter, mikroorganismer och markkemi haft lång tid på sig att utvecklas tillsammans. Kanske är förklaringen till att tillväxten inte har ökat vid kalkning och vitaliseringsgödsling att man bara höjt pH och basmättnadsgrad men inte anpassat markorganismerna och markprocesserna så att kväveomsättningen signifikant ökat på den korta tid som försöken har funnits. Om man fortsätter att tillföra kalk eller vitaliseringsgödsla med kalcium, kalium, magnesium och natrium och följer försöken under några decennier eller till och med några århundraden så kanske dessa ståndorter genom en gynnsammare miljö för marklevande organismer, växter och markkemiska processer får samma egenskaper som en naturligt bördig ståndort.

Liten ordlista

Basmättnadsgrad *- Den andelen av de positiva utbytbara jonerna i marklösningen som utgörs av kalcium,kalium, magnesium och natrium*
Bonitet *- En ståndorts naturgivna förmåga att producera virke brukar man benämna bonitet, och den uttrycks som beståndets genomsnittliga volymtillväxt i m^3sk/ha och år från födelse till den tidpunkt då medeltillväxten kulminerar.*
Bruttoproduktion *- Är trädets totala produktion av kolhydrater genom fotosyntesen*
Kompensationspunkten *- När ljusets intensitet är för låg så är respirationen större än fotosyntesen och därför förbrukar barret mer kolhydrater än det producerar. Den ljusintensitet där fotosyntes och respiration är lika stora kallas för kompensationspunkten.*
Leaf Area Index (LAI) *- Är detsamma som bladareaindex och är den totala projicerade barrarean per markyteenhet, så om ett bestånd har en total barrarea av 40 000 m^2 som är vända mot solens strålar på en hektar (10 000 m^2) så är LAI lika med 4 (40 000/10 000).*
Ljusmättnadspunkten *- Den ljusintensitet då fotosyntesapparaten är mättad med ljusenergi och fotosynteshastigheten inte ökar med ökad ljusintensitet längre*
Löpande tillväxt *- Ett bestånds årliga stamvolymökning i m^3sk/ha vid en viss tidpunkt.*
Makronäringsämne *- Ett ämne som växterna behöver förhållandevis stora mängder av för de livsuppehållande processerna. Exempelvis kväve, fosfor och kalium.*
Medeltillväxt *- Ett bestånds sammanlagda löpande tillväxt dividerad med beståndsåldern.*
Mikronäringsämne *- Ett ämne som växten behöver väldigt små mängder av men är av stor vikt för de livsuppehållande processerna. Exempelvis bor.*
Nettomineraliseringen *- Den mängd av de oorganiska kväveföreningarna (ammonium och nitrat) som är tillgängligt för växterna.*
Nettoproduktion *- Det som blir över när man drar bort de kolhydrater som respirationen förbrukar från bruttoproduktionen (Nettoproduktionen = Bruttoproduktionen – Respirationen).*
Näringsoptimering *- Tillförsel av näringsämnen årligen genom gödsling så att barren inte understiger de näringskoncentrationer där tillväxtnedsättning sker. Gödselgivan skall inte vara större än att näringsläckage från ståndorten undviks.*
PAR *- Photosynthetically Active Radiation. Den av växterna användbara fraktionen av ljuset.*
pH-värde *- Koncentrationen av vätejoner i marklösningen*
Respiration *- Är de livsuppehållande processerna som konsumerar kolhydrater*
Specifik bladarea *- (Specific leaf area, SLA). Blad- eller barrarea per kg torrvikt.*
Transpiration *- Växternas förlust av vattenånga genom klyvöppningarna*
Vitaliseringsgödsling *- Gödsling med preparat som ej innehåller kväve, med syfte att tillföra fosfor och baskatjoner och att minska försurningen. Aska och handelsgödsel utan kväve används.*

Litteraturlista

Andersson, S. 1999. Influence of liming substances and temperature on microbial activity and leaching of soil organic matter in coniferous forest ecosystems. Acta Universitatis Agriculturae Sueciae, Silvestria 116. Doctor´s dissertation.

Anonym. 1986. Praktisk skogshandbok. Sveriges skogsvårdsförbund. Djursholm.

Bergh, J. 1997. Climatic and nutritional constraints to productivity in Norway spruce. Acta Universitatis Agriculturae Sueciae, Silvestria 37. Doctor´s dissertation.

Binkley, D. & Högberg, P. 1997. Does atmospheric deposition of nitrogen threaten Swedish forests? Forest Ecology and Management 92: 119-152.

Cannell, M. G. R. 1989. Physiological basis of wood production: a review. Scandinavian Journal of Forest Research 4: 459-490.

Dahl, E., Gjems, O. & Kjelland-Lund, J. 1967. On the vegetation of Norwegian conifer forest in relation to the chemical properties of the humus layer. Meddelende i noske skogsforsøks-vesen. 85: 501-531.

Eriksson, H. 1976. Granens produktion i Sverige. Institutionen för skogsproduktion. Rapporter och uppsatser 41. Skogshögskolan, Stockholm.

Giesler, R., Högberg, M. & Högberg, P. 1998. Soil chemistry and plants in fennoscandian boreal forest as exemplified by a local gradient. Ecology 79: 119-137.

Grossnickle, S. C. 2000. Ecophysiology of northern spruce species: the performance of planted seedlings. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada. 409pp.

Lahti, T. & Väisänen, R. A. 1987. Ecological gradients of boreal forests in south Finland: an ordination test of Cajander´s forest type theory. Vegetatio 68: 145-156.

Lundmark, J-E. 1986. Skogsmarkens ekologi: ståndortsanpassat skogsbruk. Del 1-Grunder. Skogsstyrelsens förlag, Jönköping.

Persson, T. & Wirén, A. 1995. Nitrogen mineralization and potential nitrification at different depths in acid forest soils. Plant and Soil 168-169: 55-65.

Pettersson, N. 1993. The effect on stand development of different spacing after planting and precommercial thinning in Norway spruce (Picea abies (L.) Karst.) and Scots pine (Pinus silvestris L.) stands. Institutionen för skogsproduktion rapport 34. Doctor´s dissertation

Roberntz, P. 1998. Effects of elevated CO_2, and nutrition on gas exchange and foliar chemistry in Norway spruce. Acta Universitatis Agriculturae Sueciae, Silvestria 67. Doctor´s dissertation.

Sikström, U. 2001. Growth and nutrition of coniferous forests on acidic mineral soils – status and effects of liming and fertilization. Acta Universitatis Agriculturae Sueciae, Silvestria 182. Doctor´s dissertation.

Stockfors, J. 1997. Respiratory losses in Norway spruce: the effects of growth and nutrition. Acta Universitatis Agriculturae Sueciae, Silvestria 20. Doctor´s dissertation.

Tamm, C. O. 1991. Nitrogen in terrestrial ecosystems: questions of productivity, vegetational changes and ecosystem stability. Ecological studies 81. Springer Verlag, Berlin.